

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：15301

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2021～2022

課題番号：21K19086

研究課題名(和文)モデル糸状菌アカパンカビを用いたウイルス研究フロンティア

研究課題名(英文)Frontiers in virus research using a model fungus *Neurospora crassa*

研究代表者

近藤 秀樹 (Kondo, Hideki)

岡山大学・資源植物科学研究所・准教授

研究者番号：40263628

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文)：菌類ウイルス学は基礎ウイルス学において大きな貢献をしてきた。しかし、動物や植物のウイルス研究分野と比較すると、菌類では宿主とウイルスの相互作用やウイルス学の研究を推進するために有効なモデル実験宿主系が限られている。本研究では、遺伝学と分子生物学のモデル生物でもある糸状菌アカパンカビに注目して、菌類ウイルスの多様性解析や宿主ウイルス免疫機構の研究が可能である事を示した。特に、菌類の抗ウイルス機構に関わる重要な転写制御機構と関与する宿主因子の同定も可能であることも証明された。我々の一連の研究により、アカパンカビが菌類ウイルス学の基礎や応用研究を進めるために、有望なモデル系であることが確認された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

菌類ウイルス学はウイルス多様性の再認識、新規遺伝子発現様式・粒子構造の発見に繋がり、基礎微生物学に貢献してきた。さらに、ウイルスを利用した悪玉菌の生物防除や有用菌への形質付与や育種技術への応用展開も期待されている。本研究では、モデル糸状菌であるアカパンカビが菌類ウイルス学を展開可能な実験系であることが確認された。特に、既存のクリ胴枯病菌モデルウイルス実験系では到達できなかった、菌類の抗ウイルス免疫を惹起する転写亢進機構の背景を明らかにできたことは、アカパンカビウイルス実験系の重要性や将来性を示唆しており、菌類ウイルス学のさらなる発展に寄与できると期待される。

研究成果の概要(英文)：Fungal virology has made significant contributions to the field of basic virology. However, compared to the research fields of animal and plant viruses, fungi have limited effective model host systems to study virus-host interactions and advance virology research. In this study, we focused on the filamentous fungus *Neurospora crassa*, which is a model organism in genetics and molecular biology, and demonstrated its potential as a platform for studying the diversity of mycoviruses, virus-host interactions and host-antiviral mechanisms. Moreover, we were able to identify important host factors involved in fungal antiviral mechanisms, particularly in relation to transcriptional control mechanisms. Through our studies, we have confirmed that *N. crassa* is a promising model system for advancing both fundamental and applied research in fungal virology.

研究分野：植物病理学

キーワード：ウイルス アカパンカビ モデル糸状菌 ウイルス-宿主相互作用 抗ウイルス機構 RNAi 転写制御 RNA編集

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

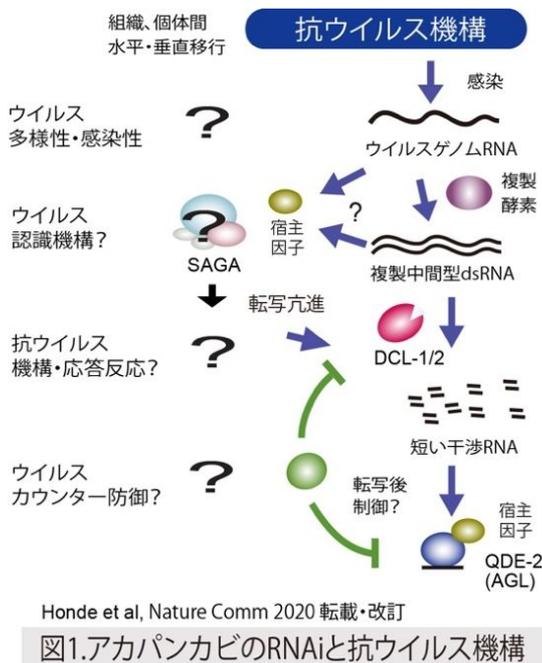
1. 研究開始当初の背景

菌類ウイルス学は新たらしい学問領域であるが、ウイルス多様性の再認識、粒子を作らないウイルスの発見、新奇遺伝子発現様式・粒子構造の発見などにより、基礎微生物学に大きく貢献している。さらに、ウイルスを利用した悪玉糸状菌の生物防除(パイロコントロールと提唱)への応用や有用糸状菌への形質付与や育種技術への応用展開も期待されている。この菌類ウイルス学を基礎としたウイルス有効利用法の実現には、近代ウイルス学の命題でもある「ウイルス/宿主間相互作用」の実験系が必要不可欠である。しかし、菌類ウイルスでは動物/植物ウイルス領域に比べ、モデル実験系の整備は限定的でほとんど進んでいない。その大きな理由は、(1)これまで、菌類宿主として主要な植物病原糸状菌が注目されたために、宿主の遺伝学や遺伝子操作系整備が遅延したこと、さらに、(2)宿主菌にウイルスを容易に接種、導入する有効な技術も長らく確立されていなかったことがあげられる。このため、両欠点を克服可能な優れた糸状菌/ウイルス解析系の確立が望まれてきた。しかし、(2)については、申請者らの10年来の研究により、酵素的に細胞壁を取り除いた糸状菌宿主細胞(プロトプラスト)へウイルス粒子、感染性核酸(全長ゲノム cDNA の構築し逆遺伝学的に利用)を導入する技術が確立されている(Hillman et al., *J Virol* 2004;Shahi et al., *J Virol* 2019)。

アカパンカビ(糸状菌 *Neurospora* 属、子のう菌)は、一遺伝子/一酵素説(1958年ノーベル賞)発見の舞台となったモデル生物である。1)ゲノム・遺伝子読解済み、2)糸状菌で唯一の単一遺伝子欠失変異(KO)株ライブラリー(9,731株)、3)研究ツール・プロトコルが整備、4)多重形質転換が可能、5)遺伝学的地図、物理地図が利用可能、6)生育が速く交配も容易、等の特徴を有する。その利点を活かし、アカパンカビはRNA干渉(RNAi)、DNAメチル化、概日リズム、形態形成等の研究で生物学を先導してきた(Dunlap et al., *Adv Genet*, 2007)。アカパンカビは、ウイルス研究の潜在的に最適モデル糸状菌となりうるが、近年まで *Neurospora* 属菌からのウイルス報告例はなく、人工的にウイルスを導入した例もない。しかし、申請者らの数年間の取り組みで、世界に先駆けアカパンカビに自然感染するRNAウイルス(フザリウイルス、パルティエウイルス)の発見、異種菌由来ウイルスが *Neurospora* 属菌で複製可能であることを報告した(Honda et al., *Nat Commu* 2020)。

2. 研究の目的

本研究では、研究リソースや基盤技術が充実したモデル生物・アカパンカビに注目し、アカパンカビ系で迅速かつ網羅的なウイルス/宿主間相互作用解析系確立を目指す。そのために、申請者らの予備成果、これまで蓄積してきた糸状菌類のウイルスコアコレクションの活用に加え、我々が確立したウイルス導入から宿主表現型・遺伝子発現解析までの一連の解析技術を駆使する。本宿主系(糸状菌類系)は、陸上の主要な真核宿主系である動物系、植物系に次ぐ第3極として大きな発展性を有する実験系と期待される。特に、一部先行するパン酵母宿主系(*Saccharomyces cerevisiae*, 単細胞・子のう菌)では研究対象とできない抗ウイルスRNAiや組織レベル(細胞質不和合性によるウイルス水平伝搬阻害)の解析も可能となり、ウイルス学、微生物学に大きな貢献が期待される。アカパンカビの抗ウイルスRNAiについて、現状の推定される機構モデルと、課題点(今後検証が期待されているポイント)を右図に示す(Honda et al., *Nat Commu* 2020) (図1)。



3. 研究の方法

本課題では、菌類ウイルス学を推進する近藤・鈴木(岡山大)とアカパンカビ研究の第一人者の本田博士(福井大)の協力・分担体制を活用し、下記の2つの中課題を展開した。本研究課題の期間内で、アカパンカビをモデルウイルス宿主として用いた実験系の検証や改善を進め、ウイルス/宿主相互作用を迅速、網羅的に解析可能なプラットフォームの確立を目指す。

1) アカパンカビ感染性ウイルスによるウイルス学構築の基盤整備

- ・アカパンカビへ接種が可能な菌類ウイルスを用い、ウイルスの感染動態や宿主遺伝子の応答・発現の解析。
- ・アカパンカビに感染するウイルスの探索を継続的に進め、新たに見出された新規ウイルスのゲ

ノム構造の解明と性状解析。

- ・異種菌由来ウイルスの探索・特徴づけを行い、アカパンカビで利用できるように感染性粒子の調整やウイルス導入方を確立。

2) ウイルス病徴発現・複製、防御機構/ウイルス反撃に関する因子同定と機構解明

- ・アカパンカビ遺伝子欠失変異株(KO株)に菌類ウイルスを接種し、感染特異的な表現型変異株を探索。
- ・アカパンカビ変異株(KO株)におけるウイルス量(mRNA及びdsRNA蓄積)を定量的に評価し、ウイルスの複製や防御に関する宿主因子の探索・評価。
- ・アカパンカビ変異株(KO株)でのウイルス増殖、small RNA-seq、宿主菌トランスクリプトーム解析。
- ・病徴発現・複製、防御機構に関連する宿主因子の解析を通じて、ウイルス/宿主相互作用の分子基盤の理解。

4. 研究成果

本課題では、菌類ウイルス学のモデル実験系を構築するため、アカパンカビを用いてウイルス学を展開するための基盤整備を進めてきた。以下に本課題の研究成果を示す。

1) アカパンカビ感染性ウイルスによるウイルス学構築の基盤整備

糸状菌アカパンカビのマイコウイルスは、2020年の我々の報告が初めてであり(Honda et al., *Nature Commu* 2020)、アカパンカビにおけるマイコウイルスの多様性や感染動態に関してはほとんど判明していない。本研究では、先のNGSデータ解析で存在が示唆されていたマイコウイルスの実態や性状を検証しつつ、ゲノムの全貌が判明していないウイルスはその詳細について解析した。

(1) アカパンカビ・*Neurospora crassa*のNGSデータでデルタフレキシ及び新奇RNAウイルス(ウイルス配列断片)が見出された菌株について、感染ウイルスの配列解析を進めた。後者は、分節型プラス鎖RNAウイルス(vivivirus類縁種と推定)で複数のゲノムセグメントを持っており、ウイルス学的な性状解析や系統学的位置付けについて検討を進めてきた。研究期間内には全ゲノム配列(待った配列の検証)の解析は完了しなかったため今後も解析を継続する予定である。さらに、アカパンカビ野生株を用いたRNA-seqデータより、数種類の新規RNAウイルスの存在が示唆されたことから、アカパンカビにおいても他の糸状菌類同様に、多様な菌類ウイルス種の存在が示唆された。

(2) アカパンカビ(オンチョム菌)・*Neurospora intermedia*のNGS解析で見出されたウイルス様コンテグ(フザリウイルス、ミトウイルス、デルタフレキシウイルス)について、元菌株のRT-PCRによりその存在確認とウイルス配列確認をおこなった。一部ウイルスについては、3'RLM-RACEによる末端配列も完了している。これらのウイルスのRdRP配列に基づく分子系統樹(最尤法)を作成し、系統学的位置付けを明らかにした。

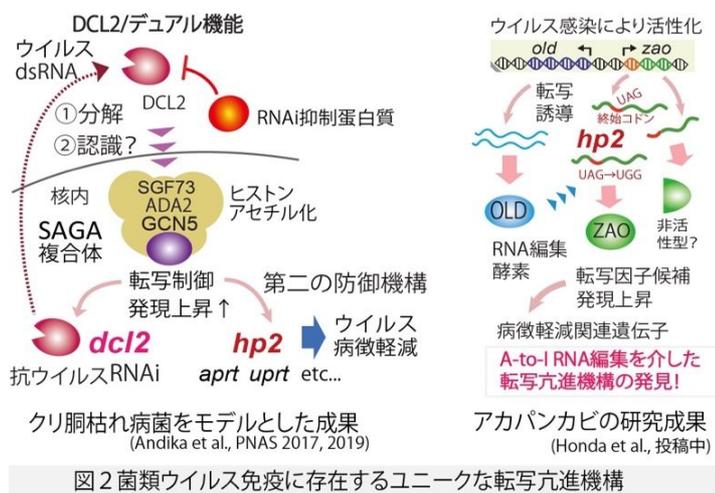
(3) 異種菌由来ウイルスの探索・特徴づけも行い、これまでに一定の成果を得ている。具体的には、*Cryphonectria carpnicola*から見出した2本鎖RNAウイルス(fusagravirus)が粒子を持つこと、さらに、宿主菌への粒子トランスフェクションが可能であることを初めて証明した(Das et al., *Viruses* 2022)。さらに、白紋羽病菌 *Rosellinia necatrix* では、ヤドカリウイルス(一本鎖RNAタイプ)とその宿主となる宿主性を持つ2本鎖ウイルス種のパートナーシップを検討した結果、宿主性・宿借性を示す両者の間にはウイルス間で厳密な特異性があることが判明した(Sato et al., *mBio* 2022)。

2) ウイルス病徴発現・複製、防御機構/ウイルス反撃に関する因子同定と機構解明

アカパンカビにおいてもRNAi機構が抗ウイルス応答の要であることが先行論文で示唆されているがその詳細は不明な点も多く(Honda et al., *Nature Commu* 2020)(図1)、本研究でその分子機構の一端を理解することを目指した。

(1) *N. crassa*の抗ウイルスRNAi機構の鍵酵素が実際どのような低分子RNAを産生しているかを理解するため、*dcl1*、*dcl2*、*qde2*の単独欠損変異株(*dcl1*、*dcl2*、*qde2*)、二重欠損変異株(*dcl1/dcl2*、*qde2/dcl1*、*qde2/dcl2*)、三重欠損変異体(*qde2/dcl1/dcl2*)および野生型を用いて、異なるゲノムタイプの二種マイコウイルス(一本鎖RNAゲノムタイプのフザリウイルスと分節型2本鎖RNAゲノムタイプのバルティティウイルス)の混合感染株をそれぞれ作出した。これらの混合感染株について全RNAを抽出し、小分子RNA分画のRNA-seq解析を行った。その結果、いずれのウイルスもsiRNA産生には*dcl1*よりも*dcl2*の貢献が大きい傾向を示した。これは、*dcl*発現のウイルス応答性ともリンクする結果であった。一方、*qde2*欠損株ではバルティティウイルスのsiRNAはほとんど蓄積しないが、フザリウイルスでは一定程度蓄積したことから、*dcl*の貢献に差が認められた。

(2) クリ朧枯病菌では *dcl* の転写亢進に SAGA (*Spt-Ada-Gcn5 acetyltransferase*) 複合体が関与するが (Andika et al, *PNAS* 2017)、SAGA 制御下にあるクリ朧枯病菌 *hp2* 遺伝子が同定され、ウイルス病徴軽減因子として機能することは示されている (Andika et al, *PNAS* 2019)。本研究ではアカパンカビの *hp2* 相同遺伝子 (*zao1/2*) が転写因子候補であることを見出した (図 2)。興味深いことに、*zao* に隣接して A-to-I RNA 編集酵素遺伝子 (*old1/2*) が座しており、ウイルス感染により *zao* mRNA の RNA 編集を生じる (亜鉛結合領域を有する全長蛋白質の発現が可能となる) ことで、転写が活性化するというユニークな機構の存在が示唆された (Honda et al., 2023 投稿中)。アカパンカビのフザリウイルス (*Neurospora crassa fusarivirus 1*) に対しても、クリ朧枯病菌のハイボウイルス (CHV1) で示された二段階性の抗ウイルス機構 (病徴軽減機構の存在) が示唆された。



まとめ

以上から、モデル系状菌であるアカパンカビで菌類ウイルス学が展開可能であることを示す研究成果が蓄積されつつあり、本課題は当初計画通り順調に進んだものと判断できる。特に、菌類の抗ウイルス免疫を惹起する転写亢進機構に RNA 編集が関与するという発見 (既存のクリ朧枯病菌モデルウイルス実験系では到達できなかった成果) は、アカパンカビのウイルス実験系としての将来性を担保する大きな成果である。

引用文献

- Andika, I. B., Jamal, A., Kondo, H., & Suzuki, N. (2017). SAGA complex mediates the transcriptional up-regulation of antiviral RNA silencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(17), E3499-E3506.
- Andika, I. B., Kondo, H., & Suzuki, N. (2019). Dicer functions transcriptionally and posttranscriptionally in a multilayer antiviral defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(6), 2274-2281.
- Dunlap, J. C., Borkovich, K. A., Henn, M. R., Turner, G. E., Sachs, M. S., Glass, N. L. et al. (2007). Enabling a community to dissect an organism: overview of the *Neurospora functional* genomics project. *Advances in Genetics* 57, 49-96.
- Hillman, B. I., Supyani, S., Kondo, H., & Suzuki, N. (2004). A reovirus of the fungus *Cryphonectria parasitica* that is infectious as particles and related to the *Coltivirus* genus of animal pathogens. *Journal of Virology* 78(2), 892-898.
- Honda, S., Eusebio-Cope, A., Miyashita, S., Yokoyama, A., Aulia, A., Shahi, S., Kondo, H. & Suzuki, N. (2020). Establishment of *Neurospora crassa* as a model organism for fungal virology. *Nature Communications* 11(1), 5627.
- Honda, S., Yokoyama, A., & Suzuki, N. RNA editing of genomic neighbors controls antiviral response in fungi. Available at SSRN: <https://ssrn.com/abstract=4425943> or <http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.4425943>.
- Shahi, S., Eusebio-Cope, A., Kondo, H., Hillman, B. I., & Suzuki, N. (2019). Investigation of host range of and host defense against a mitochondrially replicating mitovirus. *Journal of Virology* 93(6), e01503-18.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 11件/うち国際共著 11件/うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 Kondo, H., Botella, L., Suzuki N.	4. 巻 60
2. 論文標題 Mycovirus diversity and evolution revealed/inferred from recent studies	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Annual Review of Phytopathology	6. 最初と最後の頁 307-336
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1146/annurev-phyto-021621-122122	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Das, S., Hisano, S., Eusebio-Cope, A., Kondo, H., and Suzuki, N.	4. 巻 14
2. 論文標題 A transfectable fusagrovirus from Cryphonectria carpinicola with spherical particles	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Viruses	6. 最初と最後の頁 1836546
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/v14081722	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Sato, Y., Hisano, S., Lopez-Herrera, C., Kondo, H., and Suzuki, N.	4. 巻 5
2. 論文標題 Three-layered complex interactions among capsidless (+)ssRNA yadokariviruses, dsRNA viruses, and a fungus	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 mBIO	6. 最初と最後の頁 e0168522.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1128/mbio.01685-22	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Shamsi, W., Kondo, H., Ulrich, S., Rigling, D. and Prospero, S	4. 巻 320
2. 論文標題 Novel RNA Viruses from the Native Range of Hymenoscyphus fraxineus the causal fungal agent of Ash Dieback.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Virus research	6. 最初と最後の頁 198901
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.virusres.2022.198901	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 Khan, H.A., Kondo, H., Bhatti, M.F., Suzuki, N.	4. 巻 12
2. 論文標題 Mycovirus hunting revealed the presence of diverse viruses in a single isolate of phytopathogenic fungus <i>Diplodia seriata</i> from Pakistan.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Cellular and Infection Microbiology	6. 最初と最後の頁 913619
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fcimb.2022.913619	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Sato, Y., Shahi, S., Telengech, P., Hisano, S., Cornejo, C., Rigling, D., Kondo, H. and Suzuki, N	4. 巻 307
2. 論文標題 A new tetra-segmented splipalmivirus with divided RdRP domains from <i>Cryphonectria naterciae</i> , a fungus found on chestnut and cork oak trees in Europe.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Virus Research	6. 最初と最後の頁 19860
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.virusres.2021.198606	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Khan, H.A., Shamsi, W., Jamal, J., Javaied, M., Sadiq, M., Fatma, T., Ahmed, A., Arshad, M., Waseem, M., Babar, S., Dogar1, M.M., Virk, N., Janjua, H.A., Kondo, H., Suzuki N. and Bhatti, M.F.	4. 巻 102
2. 論文標題 Assessment of mycoviral diversity in Pakistani fungal isolates revealed infection by 11 novel viruses of a single strain of <i>Fusarium mangiferae</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of General Virology	6. 最初と最後の頁 169001
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/jgv.0.001690.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Neang S, Bincader S, Rangsuan S, Keawmanee P, Rin S, Salaipeth L, Das S, Kondo, H., Suzuki N, Sato I, Takemoto D, Rattanakreetakul C, Pongpisutta R, Arakawa M and Chiba S.	4. 巻 13
2. 論文標題 Omnipresence of partitiviruses in rice aggregate sheath spot symptom-associated fungal strains isolated from paddies in Thailand	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Viruses	6. 最初と最後の頁 2269
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/v13112269.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Sato, Y., Turina, T., Chiba, S., Okada, R., Bhatti, M.F., Kotta-Loizou, I., Coutts, RHA., Kondo, H., Sabanadzovic, S., Suzuki, N.*	4. 巻 104
2. 論文標題 ICTV Virus Taxonomy Profile: Yadokariviridae.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of General Virology	6. 最初と最後の頁 1826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/jgv.0.001826	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Sato, Y., Turina, T., Chiba, S., Okada, R., Bhatti, M.F., Kotta-Loizou, I., Coutts, RHA., Kondo, H., Sabanadzovic, S., Suzuki, N.*	4. 巻 104
2. 論文標題 ICTV Virus Taxonomy Profile: Hadakaviridae.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of General Virology	6. 最初と最後の頁 1820
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/jgv.0.001820	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 佐藤有希代・近藤秀樹・鈴木信弘	4. 巻 56
2. 論文標題 植物病原糸状菌ウイルスのライフスタイル多様性	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 植物感染生理談話会	6. 最初と最後の頁 19-28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

[学会発表] 計5件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Kondo H.
2. 発表標題 Cross-kingdom viral infection in agroecosystems
3. 学会等名 38th IPSR International Symposium and 14th Symposium on Plant Stress Sciences. Kurashiki, Japan ((招待講演) (国際学会))
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Telengech, P., Sato, Y., Shahi, S., Hisano, S., Cornejo, C., Rigling, D., Kondo, H., Suzuki, N.
2. 発表標題 A new tetra-segmented splipalmivirus with divided RdRP domains from <i>Cryphonectria naterciae</i> , a fungus found on chestnut and cork oak trees in Europe
3. 学会等名 5th mycovirus symposium, Gargnano, Italy, May 30-June 2, 2022. 12 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Cornejo, C., Gaehwiler, S., Shamsi, W., Kondo, H., Suzuki, N., Rigling, D.
2. 発表標題 Fusagraviruses in <i>Cryphonectria</i> species.
3. 学会等名 5th mycovirus symposium, Gargnano, Italy, May 30-June 2, 2022. 12 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Hisano, S., Das, S., Kondo, H., Suzuki, N
2. 発表標題 A transfectable fusagravirus from <i>Cryphonectria carpinicola</i> with spherical particles.
3. 学会等名 5th mycovirus symposium, Gargnano, Italy, May 30-June 2, 2022. 12 (国際学会)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

岡山大学資源植物科学研究所 植物・微生物相互作用グループ http://www.rib.okayama-u.ac.jp/pmi/index-j.html

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	鈴木 信弘 (Suzuki Nobuhiro) (70206514)	岡山大学・資源植物科学研究所・教授 (15301)	
研究 分 担 者	本田 信治 (Honda Shinji) (90632167)	福井大学・学術研究院医学系部門・助教 (13401)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
パキスタン	University of Sciences and Technology			
スイス	Forest Health & Biotic Interactions			
スペイン	Instituto de Agricultura Sostenible			